DOI: 10.5846/stxb201511142311
孟倩,孟玲,李保平.短时高温胁迫对斑痣悬茧蜂发育指标的影响.生态学报,2017,37(8):2838-2843.
Meng Q, Meng L, Li B P. Effects of short-term heat stress on developmental parameters of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). Acta Ecologica Sinica,2017,37(8):2838-2843.

短时高温胁迫对斑痣悬茧蜂发育指标的影响

孟　倩,孟　玲,李保平*
南京农业大学植物保护学院,农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京　210095

摘要:全球气候变化不仅包括平均气温上升,而且诸如热浪的极端天气事件出现的频率和程度也增大。寄生蜂虽在寄主体内完成生长发育,也会受到极端气温的影响。为探究短时高温对寄生性天敌斑痣悬茧蜂(*Meteorus pulchricornis*)幼虫发育表现的影响,以斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)幼虫为寄主,分别对 1—6 日龄子代蜂进行 39℃、持续 4h 的高温胁迫处理,以发育全程进行适温(昼 29℃、夜 26℃)处理为对照,观察子代存活、发育历期、羽化和成虫寿命等发育指标。高温胁迫处理 1 日和 5 日龄子代蜂幼虫使幼虫存活率下降,与对照相比分别降低 36.1%和 28.6%;高温胁迫可延长子代蜂幼虫发育历期,与对照相比,高温处理 2、3、5 日和 6 日龄子代蜂幼虫使幼虫发育历期分别延长了 5.0%,5.2%,7.0%和 12.1%;高温胁迫处理 5、6 日龄子代蜂幼虫使羽化出的成虫体型(用后足胫节长度表示)比对照分别减小 1.8% 和 2.6%。高温胁迫处理对子代蜂蛹发育历期、羽化率以及成虫寿命等均没有显著影响。研究结果说明,短时高温胁迫对斑痣悬茧蜂高龄幼虫的负面影响比对低龄幼虫大。

关键词:温度适应;热激;温度;生活史特征;寄生蜂

Effects of short-term heat stress on developmental parameters of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae)

MENG Qian, MENG Ling, LI Baoping*
College of Plant Protection, Key Laboratory of Monitoring and Management for Plant Diseases and Insect Pests, Ministry of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, *China*

Abstract: Global warming causes an increase in the average temperature butalso the intensity and frequency of extreme climatic conditions, such as short heat notoly waves. Extreme temperatures can impact parasitoid growth and development in hosts. Therefore, to understand the effect of heat waves on parasitic natural enemies of insect pests, we made laboratory experiments to examine developmental performances of the offspring of the solitary endoparasitoid, *Meteorus pulchricornis*, using *Spodoptera litura* larvae as hosts. Offspring parasitoids in the hosts received the heat shock treatment by 39℃ for 4 hours at the age of 1, 2, 3, 4, 5, or 6 days old after parasitism. Developmental survival, duration, adult body size, and longevity of offspring parasitoids were observed. Larval survival to pupa decreased in the host larvae that received the heat treatment at the age of 1 d and 5 d, by 36.1% and 28.6%, respectively, compared to controls. Larval duration was prolonged by 5.0%, 5.2%, 7.0%, and 12.1%, respectively, in the host larvae that received the heat treatment at the age of 2, 3, 5, and 6 d, respectively, compared to control. Adult hind tibia length decreased by 1.8% and 2.6%, respectively, in the hosts that received the heat treatment at the age of 5 and 6 d. Pupa-to-adult duration, pupa-to-adult emergence rate, and adult longevity were not influenced by the heat shock treatment. The results of the present study suggest that older larvae of *M. pulchricornis* were more vulnerable to heat waves than younger ones.

基金项目:国家自然科学基金项目(31570389);国家科技支撑计划项目(2012BAC19B01);国家公益性行业(农业)科研专项(200903003,201103002)

收稿日期:2015-11-14;　　**网络出版日期**:2016-10-29

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: lbp@njau.edu.cn

Key Words: thermal adaptation; heat shock; temperature; life history traits; parasitoid wasp

全球气候变暖是国际社会面临的严峻挑战[1]。全球气候变暖不仅包括平均温度的升高,还包括极端气候事件(比如热浪)频率和强度的增大[2]。因此,高强度、高频率的热浪将更加常见[3]。昆虫作为变温动物,其生长发育对气温极为敏感。昆虫有其生长、发育、繁殖及存活等生命活动的适宜温度范围,当温度超过最适范围后,昆虫的生命活动就会受到严重的影响[4]。了解昆虫在高温胁迫下行为以及生理上的反应,可以帮助人们预测在气候变暖情况下昆虫的分布、生态位的变化以及物种灭迹的可能性[5]。特别是寄生性天敌,其控制害虫的能力大部分取决于它们对环境的适应能力[6],通常依赖于寄主的生理条件以及寄主植物的生态环境,因此对气温的变化更加敏感。对寄生性天敌昆虫的相关研究表明,对燕麦蚜茧蜂(*Aphidius avenae*)、阿尔蚜茧蜂(*A. ervi*)、桃赤蚜茧蜂(*A. matricariae*)和角釉小蜂(*Hemiptarsenus varicornis*)等的幼虫期进行短暂的高温胁迫,可使其存活率下降、发育历期延长以及繁殖力下降等[7-10]。但这些研究均把幼虫期作为一个整体虫态进行胁迫处理,未进一步区分其不同阶段对高温胁迫的反应。寄生蜂幼虫期发育经历着较大的形态和生理变化过程[11],其对胁迫的反应可能存在差异。对此,本研究通过比较寄生蜂幼虫不同时期对高温胁迫的反应,旨在找出敏感时期,从而为预测高温胁迫对寄生性天敌的影响提供依据。

斑痣悬茧蜂(*Meteorus pulchricornis*)为单寄生、容性内寄生蜂,是舞毒蛾(*Lymantria dispar*)[12]、棉铃虫(*Helicoverpa armigera*)[13]、斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*)和甜菜夜蛾(*S. exigua*)[14]等重要农林害虫的优势种寄生蜂。该蜂活动于夏、秋季,偏好寄生幼虫中间几个龄期。本研究以斜纹夜蛾幼虫为寄主,于寄主幼虫发育期内不同时期进行短时高温处理,观察和比较子代蜂的生长发育表现,以揭示寄生蜂幼虫期不同阶段对高温胁迫的反应。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

斑痣悬茧蜂从南京农业大学江浦实验农场大豆试验田采集的斜纹夜蛾幼虫饲养获得,在室内以斜纹夜蛾2—3龄幼虫作为寄主继代饲养。供试寄主斜纹夜蛾幼虫在室内用人工饲料继代饲养[15]。饲养环境的温度为26℃,光周期为14h光/10h暗,相对湿度为60%+10%。

1.2　实验方法

取供试寄主斜纹夜蛾2龄末至3龄初的幼虫,单头称体重后放入试管中,释放1头4—6日龄有寄生经历的雌蜂,观察到寄生蜂完成1次有效针刺(产卵器扎入约5 s,拔出时拍动翅膀)后,取出寄主幼虫,单头放于有人工饲料的培养皿中,置于人工气候箱内进行温度处理:常温(在23:00—次日6:00时之间为26℃,其余时间为29℃)和高温胁迫(在12:00—16:00时之间为39℃,其余同对照),39℃是我国华东地区夏季极端高温日略高于上限气温(37—38℃)的温度(南京农业气象网页 http://nq.njqxj.gov.cn/)。设6个幼虫日龄处理,即寄生后第1、2、3、4、5或6天接受高温胁迫处理,将刺扎寄生后一直进行常温处理的幼虫作为对照。每日观察2次(8:00和20:00),直到寄生蜂羽化为成虫,观察和测量子代蜂存活、羽化、成虫寿命和体型大小(用后足胫节长度代表)。每处理重复≥50次。

1.3　数据分析

子代蜂存活的观测值为二进制数据,符合二项式分布型,故采用logistic模型拟合;子代蜂幼虫发育历期(从雌蜂产卵到子代蜂化蛹的时间)、蛹历期(从子代蜂化蛹到羽化的时间)、子代蜂后足胫节长度和成虫寿命观测值属于连续数值数据,符合高斯分布型,故采用一般线性回归模型拟合。分析中以寄主体重为协变量,以消除其影响。为确立幼虫期对高温胁迫的敏感阶段,将各个幼虫日龄处理与对照进行比较。假说检验的显著性概率水平为5%。数据分析用R统计软件[16]。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对斑痣悬茧蜂子代蜂存活的影响

拟合 logistic 模型结果表明,日龄为 1—6 d 的子代蜂经过高温胁迫后的存活率在 51.1%到 80.6%之间。与对照相比,寄生后第 1、5 天接受高温胁迫处理的子代蜂幼虫存活率显著下降,分别下降 36.1%和 28.6%(图 1)。高温胁迫不影响子代蜂蛹至成虫的羽化,羽化率在 50%到 87%之间(图 1)。

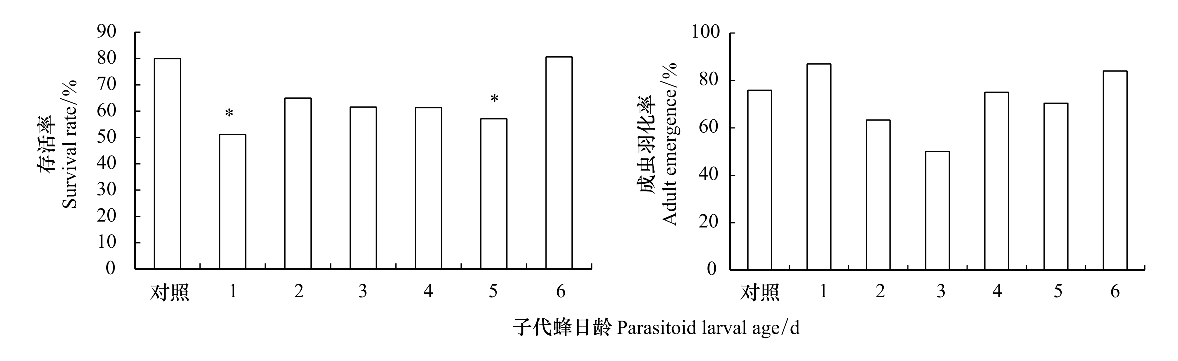


图 1 高温胁迫对子代蜂幼虫存活和成虫羽化的影响

Fig.1 Effects of the heat stress on larval survival to pupa and pupa-to-adult emergence rates of offspring parasitoids receiving the treatment at different larval ages

幼虫各处理水平(1— 6d)以及对照的存活率观测样本数分别为 45、40、39、44、49、31 和 30,成虫羽化率观测样本数分别为 23、30、24、24、27、25 和 28; * 代表与对照间存在显著差异($P < 0.05$)

2.2 高温胁迫对斑痣悬茧蜂幼虫发育历期和蛹历期的影响

一般线性模型拟合表明,日龄为 1—6 d 的子代蜂幼虫经过高温胁迫后的发育历期平均值在 7.9 d 到 8.7 d 之间。与对照相比,寄生后第 2、3、5、6 天接受高温胁迫处理的子代蜂幼虫发育历期显著延长,分别延长 5.0%、5.2%、7.0%、12.1%(图 2 A)。高温胁迫不影响子代蜂蛹的发育历期,平均为 6.0—6.4 d(图 2 B)。

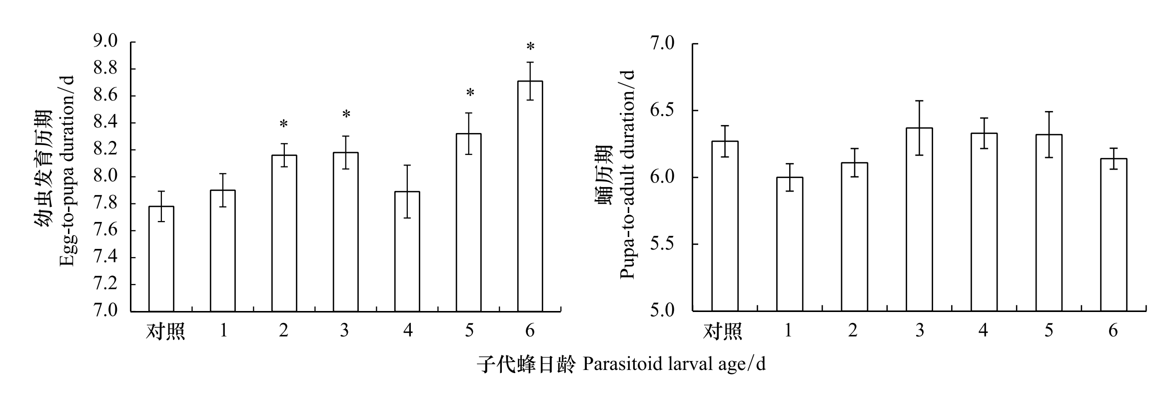


图 2 高温胁迫对子代蜂幼虫发育历期和蛹历期的影响

Fig.2 Effects of the heat stress on larval and pupal duration of offspring parasitoids receiving the treatment at different larval ages

图柱上的短柄代表标准误 Bars are standard errors of the mean

2.3 高温胁迫对斑痣悬茧蜂成虫体型大小和寿命的影响

一般线性模型拟合表明,高温胁迫处理日龄为 1—6 d 的子代蜂幼虫后,发育至成虫后的后足胫节长度在 1.55—1.59 mm 之间。与对照相比,寄生后第 5、6 天接受高温胁迫处理的子代蜂成虫体型显著减小,分别减小 1.8%和 2.6% (图 3)。高温胁迫不影响子代蜂成虫寿命,平均为 5.2—5.8 d(图 3)。

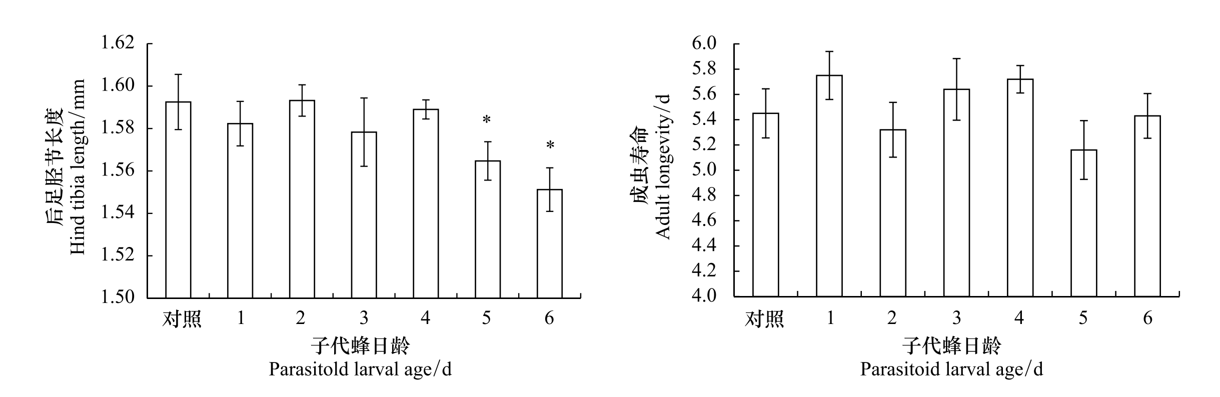


图 3　高温胁迫对子代蜂成虫后足胫节长度和寿命的影响

Fig.3　Effects of the heat stress on adult hind tibia length and longevity of offspring parasitoids receiving the treatments at different larval ages

3　讨论

本研究发现,高温胁迫斑痣悬茧蜂不同日龄幼虫对幼虫发育表现具有不同的影响,对不同发育指标的影响也不一致:高温胁迫处理的 1 日和 5 日龄子代蜂幼虫的幼虫期存活率显著低于其他处理的日龄幼虫;但高温处理晚期幼虫对幼虫发育历期和羽化出蜂体型大小的不良影响大于处理早期幼虫。

一般来说,斑痣悬茧蜂幼虫期通常可以划分为 3 个时期,即卵期(1—2 d)、初龄幼虫期(3—4 d)和高龄幼虫期(5—6 d)。寄生蜂的胚胎发育是一个连续的过程,根据发育特征可分为 5 个阶段:早期发育阶段,胚体伸长期,原躯原头分化阶段,器官形成阶段,胚胎成熟期[17]。产卵后 20—32 h 为原肠胚形成及器官发育期,这一阶段胚带细胞裂殖旺盛,并形成原肠沟,是卵期生长发育的关键[18]。若干研究表明,温度不仅影响卵特性,而且影响卵孵化后的表现[19];但有时后期表现可弥补早期经历的不足[20]。此外,昆虫卵期由于快速热传导以及较短的发育历期,因此,昆虫卵期可能对高温胁迫更加敏感[21]。例如,吴静[22]对螟黄赤眼蜂(*Trichogramma chilonis*)的研究发现,卵期受到的影响大于后续虫态。但在某些植食性昆虫中,高龄幼虫受高温胁迫的影响大于低龄幼虫。例如,家蚕(*Bombyx mori*)幼虫对高温的耐受性顺序为:1 龄>2 龄>3 龄>4 龄>5 龄,即高龄幼虫对高温胁迫较敏感[23];对麦无网长管蚜(*Metopolophium dirhodum*)进行短暂的高温胁迫后,也发现老熟幼虫对高温具有较差的耐受性[24]。由这些研究可以推测,昆虫受高温胁迫的影响并非随发育进程表现出线性变化趋势。对容性寄生蜂来说,对抗寄主强大的免疫系统是在发育过程中面对的挑战[25]。但迄今很少有关于温度变化对免疫系统影响的研究报道[26]。

本研究发现,2、3、5 日和 6 日龄子代蜂幼虫经过高温胁迫后,幼虫发育历期延长,说明短暂的高温胁迫可能抑制子代蜂的生长发育速度。在高适温区范围内,昆虫通常随着温度的升高,发育速率反而减慢,使卵期和幼虫期延长[27]。昆虫各虫态发育速率均与外界温度之间呈“S”型曲线关系。例如,杨孝龙等[28]研究发现,在 19—31℃温度范围内,红点唇瓢虫(*Chilocorus kuwanae*) 各虫态的发育历期会随温度的升高而缩短,但超过 33℃后,其发育速率受到抑制;林智慧等[29]发现南美斑潜蝇(*Liriomyza huidobrensis*)卵期随着温度的升高而延长,40℃时卵期最长,显著长于其他温度下(31℃和 37℃)的卵期,说明高温对卵的发育有明显抑制作用。然而,本研究中 1 和 4 日龄子代蜂幼虫发育历期并没有延长,究其原因,可能与寄生蜂不同时期对高温的忍耐力或敏感性差异有关,具体原因有待进一步研究。

一般认为,成虫体型大小是其繁殖力和适合度的线性函数,从而成为衡量昆虫繁殖力[30]和适合度[31]的一项重要的适合度相关特征。本研究发现,5 日和 6 日龄子代蜂幼虫经过高温胁迫后,成虫体型显著减小,而日龄为 0—4 d 的子代蜂幼虫经过高温胁迫后,成虫体型未有明显变化。从该结果可以推测,高温胁迫高龄幼虫可能影响成虫的繁殖力。对其他昆虫的研究也有类似的发现。对麦无网长管蚜高龄幼虫(4 龄)进行高温

胁迫后,成虫生殖力比低龄幼虫(2、3 龄)下降得多[24];小菜蛾(*Plutella xylostella*)高龄幼虫经过 40℃ 高温胁迫处理后,生殖力比低龄幼虫下降得多[32];对褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的 1 龄若虫进行 40℃ 高温胁迫处理后,发现成虫的产卵量明显下降[33];同样,4 龄异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)幼虫经过高温胁迫后,成虫体型明显变小,而对初龄幼虫的高温处理却没有影响[34]。对昆虫不同发育阶段进行高温胁迫,其结果对成虫的繁殖力是否有影响取决于昆虫是否有足够的时间从热伤害中恢复有关[32]。高龄幼虫经过高温胁迫后,可能没有足够的时间修复热损伤,因此导致成虫的繁殖力下降。本研究未发现成虫寿命受高温胁迫处理的不利影响,原因可能在于观测时间间隔太大,导致很多观测值重叠而无法获得统计上的显著性差异。

本研究结果说明,不同日龄的斑痣悬茧蜂子代幼虫对高温的耐受性存在明显差异,总体而言,高龄幼虫更容易受到高温胁迫的负面影响,是对高温胁迫较敏感的时期。

致谢:南京农业大学植物保护学院荣星帮助试验,特此致谢。

参考文献(References):

[1] IPCC. Summary for policymakers//Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M, eds. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2013.

[2] Easterling D R, Evans J L, Groisman P Y, Karl T R, Kunkel K E, Ambenje P. Observed variability and trends in extreme climate events: a brief review. Bulletin of the American Meteorological Society, 2000, 81(3): 417-426.

[3] Meehl G A, Tebaldi C. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. Science, 2004, 305(5686): 994-997.

[4] Huang Z, Ren S X, Musa P D. Effects of temperature on development, survival, longevity, and fecundity of the *Bemisia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae) predator, *Axinoscymnus cardilobus* (Coleoptera: Coccinellidae). Biological Control, 2008, 46(2): 209-215.

[5] Amarasekare P, Savage V. A framework for elucidating the temperature dependence of fitness. The American Naturalist, 2012, 179(2): 178-191.

[6] Thomson L J, Macfadyen S, Hoffmann A A. Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. Biological Control, 2010, 52(3): 296-306.

[7] Roux O, Le Lann C, Van Alphen J J M, Van Baaren J. How does heat shock affect the life history traits of adults and progeny of the aphid parasitoid *Aphidius avenae* (Hymenoptera: Aphidiidae)?. Bulletin of Entomological Research, 2010, 100(5): 543-549.

[8] Ismaeil I, Doury G, Desouhant E, Dubois F, Prevost G, Couty A. Trans-generational effects of mild heat stress on the life history traits of an aphid parasitoid. PLoS One, 2013, 8(2): e54306.

[9] Hondo T, Koike A, Sugimoto T. Comparison of thermal tolerance of seven native species of parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) as biological control agents against *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) in Japan. Applied Entomology and Zoology, 2006, 41(1): 73-82.

[10] Gillespie D R, Nasreen A, Moffat C E, Clarke P, Roitberg B D. Effects of simulated heat waves on an experimental community of pepper plants, green peach aphids and two parasitoid species. Oikos, 2012, 121(1): 149-159.

[11] Quick D L J. Parasitic Wasps. London: Chapman & Hall, 1997: 102-147.

[12] Fuester R W, Taylor P B, Peng H, Swan K. Laboratory biology of a uniparental strain of *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae), an exotic larval parasite of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). Annals of the Entomological Society of America, 1993, 86(3): 298-304.

[13] 李琼芳. 斑痣悬茧蜂产雌孤雌生殖的初步观察. 昆虫知识, 1984, 21(2): 82-83.

[14] 何俊华, 施祖华, 刘银泉. 中国甜菜夜蛾寄生蜂名录. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2002, 28(5): 473-479.

[15] 陈其津, 李广宏, 庞义. 饲养五种夜蛾科昆虫的一种简易人工饲料. 昆虫知识, 2000, 37(6): 325-327.

[16] R Core Team. R:A language and environment for statistical computing.Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2014.

[17] 代平礼, 徐志强. 管氏肿腿蜂的胚胎发育观察. 昆虫知识, 2007, 44(3): 431-433.

[18] 原建强, 白素芬, 李欣. 菜蛾盘绒茧蜂和半闭弯尾姬蜂的胚胎发育. 河南农业大学学报, 2008, 42(6): 638-642.

[19] Du W G, Shen J W, Wang L. Embryonic development rate and hatchling phenotypes in the Chinese three-keeled pond turtle (*Chinemys reevesii*): the influence of fluctuating temperature versus constant temperature. Journal of Thermal Biology, 2009, 34(5): 250-255.

[20] Metcalfe N B, Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later?. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(5): 254-260.

[21] Angilletta Jr M J. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009: 35-87.

[22] 吴静. 高温胁迫对螟黄赤眼蜂生长发育及寄生行为的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2008.

[23] Chavadi V B, Sosalegowda A H, Boregowda M H. Impact of heat shock on heat shock proteins expression, biological and commercial traits of *Bombyx mori*. Insect Science, 2006, 13(4): 243-250.

[24] Ma C S, Hau B, Poehling H M. The effect of heat stress on the survival of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). European Journal of Entomology, 2004, 101(2): 327-331.

[25] Pennacchio F, Strand M R. Evolution of developmental strategies in parasitic hymenoptera. Annual Review of Entomology, 2006, 51: 233-258.

[26] Thomas M B, Blanford S. Thermal biology in insect-parasite interactions. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(7): 344-350.

[27] 张孝羲, 程遐年, 耿济国. 害虫测报原理和方法. 北京: 农业出版社, 1979.

[28] 杨孝龙, 沈妙青, 郭振中, 熊继文. 温度对红点唇瓢虫实验种群的影响. 动物学研究, 1998, 19(1): 39-44.

[29] 林智慧, 黄居昌, 陈乾锦, 陈家骅, 张玉珍. 日短期高温对南美斑潜蝇实验种群的影响. 福建农业大学学报: 自然科学版, 2001, 30(2): 209-212.

[30] Honěk A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. Oikos, 1993, 66(3): 483-492.

[31] Roitberg B D, Boivin G, Vet L E M. Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. The Canadian Entomologist, 2001, 133(3): 429-438.

[32] Zhang W, Chang X Q, Hoffmann A, Zhang S, Ma C S. Impact of hot events at different developmental stages of a moth: the closer to adult stage, the less reproductive output. Scientific Reports, 2015, 5: 10436.

[33] Piyaphongkul J, Pritchard J, Bale J. Heat stress impedes development and lowers fecundity of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål). PLoS One, 2012, 7(10): e47413.

[34] Knapp M, Nedvěd O. Gender and timing during ontogeny matter: effects of a temporary high temperature on survival, body size and colouration in *Harmonia axyridis*. PLoS One, 2013, 8(9): e74984.